



Universidad Autónoma del Estado de México

Facultad de Ciencias

Mantenimiento del Aprendizaje Asociativo
en la lagartija *Aspidoscelis costatus costatus*

TESIS

Que para obtener el título de
Biólogo

Presenta

Ingrid Carolina Morales Méndez

Directora

Dra. María de Lourdes Ruiz Gómez



Toluca de Lerdo, Estado de México. Diciembre 2019

Índice

1. Resumen.....	1
2. Introducción.....	3
3. Antecedentes.....	6
3.1. Aprendizaje asociativo.....	6
3.2. Aprendizaje en reptiles.....	7
3.3. Aprendizaje espacial y asociativo en reptiles.....	9
3.4. Estructuras cerebrales encargadas del aprendizaje espacial.....	13
3.5. Aprendizaje social en reptiles.....	14
3.6. Aprendizaje y memoria en reptiles.....	14
3.7. Generalidades de la especie.....	15
3.8. Aspectos conductuales de <i>Aspidoscelis costatus costatus</i>	17
4. Hipótesis.....	20
5. Objetivos.....	20
6. Justificación.....	21
7. Método.....	22
7.1. Área de estudio.....	22
7.2. Colecta y condiciones en cautiverio.....	23
7.3. Pruebas conductuales.....	25
7.4. Arenas experimentales.....	26
7.5. Diseño Experimental.....	27
7.6. Análisis de videos.....	28
7.7. Análisis de datos.....	29
8. Resultados.....	31
9. Discusión.....	38

10. Conclusiones	48
11. Perspectivas futuras.....	50
12. Bibliografía.....	51

Índice de figuras

Figura 1. Macho adulto de <i>Aspidoscelis costatus costatus</i> , en Tonicico, Estado de México.	16
Figura 2. Mapa del municipio de Tonicico, Estado de México. Se señala en verde el área de colecta de <i>Aspidoscelis costatus costatus</i>	22
Figura 3. Encierros individuales en los que se mantuvieron ejemplares de <i>Aspidoscelis costatus costatus</i> en cautiverio	24
Figura 4. Arena experimental para la evaluación del aprendizaje asociativo en <i>Aspidoscelis costatus costatus</i>	27
Figura 5. Promedio de días que le llevó aprender la tarea a los individuos de <i>Aspidoscelis costatus costatus</i> en sus estadios de cría y juvenil durante las pruebas de aprendizaje asociativo.	31
Figura 6. Número promedio de errores cometidos antes de alimentarse por día en crías y juveniles de <i>Aspidoscelis costatus costatus</i> durante las pruebas de aprendizaje asociativo	32
Figura 7. Diferencias en la latencia en abandonar la zona de aclimatación por primera vez para cada una de las pruebas diarias de aprendizaje asociativo entre crías y juveniles de <i>Aspidoscelis costatus costatus</i>	33
Figura 8. Latencia de forrajeo promedio observada en crías y juveniles de <i>Aspidoscelis costatus costatus</i> a lo largo de las pruebas diarias de aprendizaje asociativo	34
Figura 9. Comparación de regresión lineal entre crías y juveniles de <i>Aspidoscelis costatus costatus</i> conformada con el tiempo promedio invertido por los individuos en las primeras dos zonas de la arena experimental durante las pruebas de aprendizaje asociativo	35

Índice de tablas

Tabla 1. Intervalos de longitud hocico-cloaca (LHC, mm) para clasificar los estadios ontogenéticos de <i>A. Costatus costatus</i> en Tonatico, Estado de México.	26
Tabla 2. Descripción de respuestas medidas durante los experimentos de aprendizaje asociativo en <i>Aspidoscelis costatus costatus</i>	29
Tabla 3. Comparación para cada variable evaluada durante las pruebas de aprendizaje asociativo en crías y juveniles de <i>Aspidoscelis costatus costatus</i>	35
Tabla 4. Tasa de éxito de cada individuo de <i>Aspidoscelis costatus costatus</i> al realizar una tarea de aprendizaje sin cometer errores durante dos estadios ontogenéticos.	37

1. RESUMEN

Se entiende como aprendizaje a los cambios en la conducta que son atribuidos a experiencias previas con situaciones similares. En el caso particular del aprendizaje asociativo, este ocurre cuando el individuo aprende a asociar dos estímulos con una relación temporal. La capacidad de llevar a cabo este aprendizaje así como de mantenerlo, han demostrado tener un impacto en la supervivencia de los individuos y un gran valor adaptativo al permitirles predecir sucesos en el entorno para responder de la manera adecuada a los cambios ambientales.

Debido a la ventaja que les otorga la capacidad de aprender y mantener la información, en este trabajo se evaluó la formación de un aprendizaje asociativo y su mantenimiento en la lagartija *Aspidoscelis costatus costatus*. La población estudiada se localiza en Tonatico, Estado de México y representa un ambiente en constante cambio debido a actividades humanas (constante cambio de uso de suelo y actividades agrícolas), por lo la capacidad de aprender y mantener la información les permitirá maximizar su sobrevivencia y adecuación.

Se evaluaron 12 individuos en dos etapas de su ontogenia, como crías y nuevamente cuando alcanzaron el estadio juvenil con la finalidad de observar si el aprendizaje se había mantenido a lo largo del tiempo. Se utilizaron arenas experimentales con dos sitios asociados a landmarks, el primero en el cual podían alimentarse libremente y un segundo sitio control, donde el alimento no era accesible. Se realizaron 20 pruebas para cada individuo en cada estadio hasta completar el criterio de aprendizaje, siendo este alimentarse ocho de diez veces con oportunidad a cometer sólo dos errores. Una vez que cumplieron con este criterio no volvieron a tener contacto con la arena hasta alcanzar el siguiente estadio ontogenético

donde fueron evaluados nuevamente bajo las mismas condiciones y criterios.

No se observaron diferencias significativas entre estadios en el número de días que les tomó completar el criterio de aprendizaje, el número de errores cometidos antes de alimentarse, ni en el tiempo de actividad en las diferentes zonas de la arena experimental. Sin embargo, se observaron diferencias en la latencia para explorar y en la latencia de forrajeo, donde los individuos juveniles tardaron menos tiempo que las crías, indicando cambios en el aprendizaje, pues fueron capaces de reconocer el ambiente y la tarea a realizar, aunque no retuvieron información sobre los landmarks. Por otra parte, se observó que los individuos juveniles se alimentaron mejor que las crías durante las pruebas y tuvieron menos problemas al retirar el alimento del plato en el que se encontraba, pues las crías lo empujaban sin saber colocarse en una posición que les permitiera obtener el alimento, indicando que también mantuvieron la información sobre la presa y como acceder a ella. A pesar de que en este estudio se demuestra que los individuos de *A. costatus costatus* son capaces de mantener información obtenida en el estadio de cría a lo largo de su ontogenia, es necesario realizar más estudios para dilucidar las condiciones que promueven este aprendizaje y su consolidación en la memoria.

2. INTRODUCCIÓN

En animales, se entiende como aprendizaje cualquier cambio en la conducta de un individuo que se atribuye a la experiencia previa con esa situación o una similar (Colmenares y Gómez, 2010b). Los cambios de conducta atribuibles al aprendizaje suelen ser duraderos en el tiempo, a diferencia de los cambios conductuales provocados por un cambio de motivación en los individuos; es decir, aquellos que pueden ser generados por la maduración o fatiga de los individuos (Manning y Stamp-Dawkins, 2002). Los cambios provocados por un aprendizaje se conservan hacia la vida adulta como un camino por el cual el comportamiento de los individuos se adapta a los requerimientos del ambiente (Colmenares y Gómez, 2010b).

El aprendizaje es un proceso que no podemos observar directamente, por lo cual medimos lo que puede ser recordado como un resultado del aprendizaje. Se infiere que los individuos han aprendido cuando se observa un cambio en la conducta debido a experiencias anteriores (Colmenares y Gómez, 2010b). Es una forma mediante la cual los animales tratan de identificar aspectos claves de un ambiente cambiante para detectar las irregularidades en este sin tomar en cuenta distractores, aunado al instinto forman un conjunto de respuestas adaptativas al ambiente que beneficia a los individuos (Manning y Stamp-Dawkins, 2002). El aprendizaje puede ser dividido en tres etapas principales, la primera se da cuando los individuos encuentran una nueva situación, en la segunda la experiencia cobra importancia, pues en esta etapa los individuos realizan una nueva evaluación para reconocerla como situación novedosa o conocida, y por último, en la tercer etapa esta nueva evaluación puede resultar en la alteración aprendida de la conducta (Sih y Del Giudice, 2012).

La memoria se encuentra estrechamente relacionada con el aprendizaje, pues este proceso implica un cambio en la conducta relacionado con la experiencia, que solo podrá ser utilizado en beneficio del individuo si es capaz de almacenar la información resultante de esta experiencia y recordarlo cuando una situación similar se presente (Manning y Stamp-Dawkins, 2002). Por lo que, mientras el aprendizaje es el proceso mediante el cual ocurren cambios duraderos como resultado de la experiencia, la memoria es el registro de esta experiencia que subyace al aprendizaje y opera mediante la codificación y evocación de la información previamente registrada o almacenada (Ocampo, 2008). El aprendizaje resulta en cambios adaptativos cuando la capacidad de aprender evoluciona con las presiones selectivas impuestas por el ambiente para cada especie, por lo que si el ambiente no demanda la posesión de capacidades de aprendizaje lo más probable es que no evolucionen (Colmenares y Gómez, 2010b, 2010).

La capacidad de aprender y la memoria a largo plazo pueden otorgar una ventaja biológica a los organismos que la poseen, pues incrementa sus posibilidades de supervivencia al permitirles recordar información crucial para hacerlo, como la aparición y localización de recursos clave, al mismo tiempo que permite una rápida detección de los cambios en el ambiente y actuar con la respuesta adecuada a estos (Colmenares y Gómez, 2010b; Kang *et al.*, 2018; Soldati *et al.*, 2017). Algunos autores relacionan esta capacidad con la complejidad del sistema nervioso central y su capacidad para recibir, almacenar y procesar la información obtenida durante la ontogenia. Los individuos con la capacidad de aprender son capaces de obtener una gran cantidad de información de su entorno, al tiempo que seleccionan y almacenan mantienen las mejores respuestas conductuales a lo largo de su vida, dándoles la oportunidad de adaptarse mejor a su ambiente y a los cambios de este (Manning y Stamp-Dawkins, 2002).

Debido a la importancia que tiene la capacidad de aprender y de mantener esta información a lo largo del desarrollo de los individuos para su supervivencia, en este trabajo se evaluó la capacidad de llevar a cabo un aprendizaje asociativo en la lagartija *Aspidoscelis costatus costatus* y de mantenerlo durante su ontogenia. Lo anterior debido a que la zona de colecta se encuentra en constante cambio por actividades humanas, hipotetizando que la habilidad de aprendizaje y mantenimiento de este le otorgaría una ventaja importante a la especie para responder correctamente a estos cambios y aumentar su supervivencia y reproducción.

3. ANTECEDENTES

Existen diferentes tipos de aprendizaje, entre ellos se encuentran el aprendizaje no asociativo (habituación, sensibilización), aprendizaje asociativo (condicionamiento clásico y condicionamiento instrumental) y aprendizaje inteligente (aprendizaje latente, aprendizaje súbito, aprendizaje de reglas, aprendizaje social, etc.) (Colmenares y Gómez, 2010b).

3.1 Aprendizaje asociativo

En este tipo de aprendizaje, el individuo aprende a asociar dos estímulos o sucesos que aparecen con determinada relación temporal. Este se puede dividir en dos: el condicionamiento clásico (Pavloviano), que se da entre un primer estímulo neutro y un estímulo sensorial significativo y el condicionamiento instrumental que consiste en la relación de una conducta con sus consecuencias (Colmenares y Gómez, 2010b).

En el condicionamiento clásico un estímulo o acción neutra (estímulo condicional) tiene una relación temporal tan fuerte con la consecuencia (estímulo incondicional) que tiene que ser considerada como parte del suceso, por lo que la repetición constante de la asociación forma un aprendizaje a largo plazo entre ambos estímulos teniendo como resultado un cambio en la respuesta de los animales hacia un estímulo previamente irrelevante para ellos. En este caso no existe la generación de nuevas pautas o estrategias conductuales, solo la asociación con otro estímulo (Colmenares y Gómez, 2010b; Manning y Stamp-Dawkins, 2002).

El valor adaptativo de este aprendizaje recae en el beneficio que aporta al individuo ser capaz de relacionar acontecimientos en el ambiente con sus consecuencias, pues les permite tener un entorno más predecible y

responder con el comportamiento más adecuado a cada situación (Colmenares y Gómez, 2010b).

3.2 Aprendizaje en reptiles

Usualmente, los estudios en aprendizaje se han realizado en algunas especies de mamíferos y aves, mientras los reptiles han sido catalogados como un grupo limitado en cuanto habilidades cognitivas; sin embargo, bajo las condiciones adecuadas y pruebas diseñadas para el grupo han mostrado un gran conjunto de habilidades cognitivas, que incluyen diferentes tipos de aprendizaje como el espacial, social y a largo plazo (Matsubara *et al.*, 2017).

Un trabajo importante en el tema y que generó discusiones al respecto, fue el trabajo realizado por Leal y Powell (2011a), en el cual cuatro de seis lagartijas aprendieron a resolver un problema, al tener que retirar una tapa azul de un recipiente para poder acceder a la comida, para esto, los individuos utilizaron dos estrategias diferentes al removerla. Una vez que los individuos aprendieron esta tarea motora, se les asignaron pruebas de discriminación, colocando dos recipientes con tapas de diferentes colores, siendo siempre el recipiente con tapa azul el que contenía alimento. Los cuatro individuos que completaron la tarea motora inicial fueron capaces de resolver con éxito esta prueba de discriminación, lo cual, de acuerdo con los autores, muestra que los individuos son capaces de formar una rápida asociación entre estímulos sin relevancia ecológica y una recompensa. Por otro lado, solo dos individuos fueron capaces de revertir este aprendizaje, es decir, alimentarse del recipiente azul con amarillo en lugar del recipiente azul que habían asociado y aprendido en la primer parte del experimento. Luego de estas tres pruebas los autores concluyeron que la especie (*Anolis*

evermanni) es capaz de resolver problemas en diferentes situaciones, realizar un aprendizaje asociativo rápido y mostrar flexibilidad conductual.

Sin embargo, Leal y Powell (2011a) recibieron críticas (Vasconcelos *et al.*, 2011), pues el trabajo no incluyó el tiempo que le tomó a los individuos realizar cada una de las tareas, por lo cual no se puede saber si el aprendizaje fue rápido o no, pues no existe una medida de tiempo reportada. También argumentan que en las siguientes dos etapas del experimento no existió ningún nuevo aprendizaje, sino el mantenimiento de una conducta para alimentarse. Así mismo, aseguran que no existió un aprendizaje reverso, pues para eso se necesitaría un aprendizaje por parte de los individuos hacia los dos recipientes, el de tapa azul y el de tapa azul con amarillo, pero como solo existió una asociación entre el recipiente de tapa azul y la comida, los individuos no realizaron un aprendizaje reverso, solo formaron una nueva asociación entre el recipiente de tapa azul con amarillo y la comida, por lo que no se podía hablar de la existencia de una flexibilidad conductual o aprendizaje reverso en la especie, solamente se puede asegurar la existencia de un aprendizaje asociativo.

Ante esto Leal y Powell (2011b) aseguran que la flexibilidad conductual se pudo observar cuando los individuos fueron capaces de realizar la tarea motora de retirar la tapa, pues usaron estrategias que no forman parte de sus conductas normales, lo cual indica flexibilidad al modificar su conducta previa frente a nuevas condiciones ambientales. En cuanto al aprendizaje reverso afirman que, si está presente en la especie, ya que para generar una asociación con el recipiente que en un principio no era recompensado, deben olvidar la asociación anterior, por lo que existe un efecto de transferencia negativo que está presente durante la reversión típica del aprendizaje. Aunque este trabajo resultó controversial, mostró la importancia de registrar el tiempo para poder comparar los resultados con

otros trabajos realizados en tetrápodos, y considerar la importancia de diferenciar los tipos de aprendizaje que se observan, pues no todos se dan de la misma manera. Finalmente, estas investigaciones abrieron el campo para el estudio del aprendizaje en reptiles.

3.3 Aprendizaje espacial y asociativo en reptiles

El aprendizaje espacial se refiere al proceso por el cual los animales codifican la información acerca de su entorno para facilitar la navegación y recordar los sitios donde encontraron estímulos motivacionalmente relevantes (Floresco, 2014). Diversos estudios han demostrado la capacidad de las lagartijas para aprender mediante este proceso. LaDage y colaboradores (2012) probaron la capacidad de las lagartijas para esta tarea la cual era considerada nula en reptiles debido a problemas en las metodologías utilizadas previamente, es por ello que utilizaron laberintos de Barnes, que son usados para pruebas de memoria espacial en otros grupos taxonómicos. En la primera parte de las pruebas las lagartijas debían encontrar el refugio correcto, la segunda parte consistió en rotar el laberinto y observar si las lagartijas se dirigían al sitio conocido o hacía la nueva posición del refugio. Los autores concluyeron que existía un aprendizaje espacial pues todos los individuos regresaron a la primera ubicación del refugio.

Se ha observado que diferentes factores pueden influenciar la rapidez y capacidad con la cual los individuos aprenden, uno de ellos es la temperatura de incubación. En el scincido *Bassiana duperreyi* las crías incubadas a temperaturas más altas se desarrollan mejor en las tareas de aprendizaje espacial, obteniendo calificaciones más altas y disminuyendo más rápido el número de errores que aquellas incubadas a bajas temperaturas. Además estos individuos tienden a ser más grandes y rápidos,

por lo que se sugiere que la temperatura de incubación puede optimizar el crecimiento, velocidad y por lo tanto la función cognitiva (Amiel *et al.*, 2014; Amiel y Shine, 2012). En el mismo modelo de scincido, Clark y colaboradores (2014) encontraron que solo los individuos incubados a temperaturas altas son capaces de usar la discriminación visual a través de colores y completar positivamente pruebas que requieren tareas motoras y una asociación con el alimento. Por otro lado, esta investigación también demostró, que una porción de la muestra fue capaz de revertir la asociación de color-alimento y formar una nueva, demostrando su flexibilidad conductual. Esta flexibilidad conductual en la especie se ha observado en otros contextos, donde los individuos fueron capaces de discriminar colores, formas y revertir la asociación establecida, más no identificar conjuntos. Algo importante de destacar es que no existieron diferencias significativas con respecto a la morfología entre los sujetos de estudio que lograron las tareas y los que no (Szabo *et al.*, 2018).

Por otra parte, en una especie de geckos (*Amalosia lesueurii*) se observó lo contrario, las crías incubadas en temperaturas más bajas se desempeñaron mejor al ser más rápidas al completar la tarea, además de tener una tasa de eclosión más alta y un tamaño mayor. Adicionalmente, se midió el índice de supervivencia en campo, y las crías con puntuaciones de aprendizaje más alto tuvieron un índice de supervivencia mayor (Dayananda y Webb, 2017).

Se ha determinado que el ambiente y la experiencia juegan un papel importante en el aprendizaje, si las lagartijas tienen experiencia previa, les es más sencillo realizar una tarea de aprendizaje espacial como lo es encontrar un refugio (Paulissen, 2008). Esto se debe a la presión que ejerce el ambiente sobre los individuos, donde procesar la información del entorno es crucial para la supervivencia y reproducción. Para observar esta presión

ambiental se han llevado a cabo experimentos en condiciones de semi-cautiverio en el scincido *Eulamprus quoyii*, demostrando la capacidad de los machos para llevar a cabo un aprendizaje espacial y revertirlo, sin considerar la diferencia entre sexos ya que no se evaluaron hembras (Noble *et al.*, 2012).

No obstante, si se han observado diferencias entre sexos únicamente al completar tareas de aprendizaje espacial, siendo los machos los que cometen menos errores y se desempeñan con mayor rapidez. Las características individuales también resultan importantes en el desarrollo de estas tareas, pues los individuos caracterizados como tímidos o intrépidos tienen mejores probabilidades de completar las tareas que aquellos individuos que se encuentran en un punto medio (Carazo *et al.*, 2014).

Aunque las diferencias individuales en la conducta o personalidad influyen en los resultados observados por Carazo y colaboradores (2014), Sih y Del Giudice (2012) mencionan que es importante considerar el contexto en el que los individuos aprenden y la tarea que están realizando ya que la personalidad puede influir en cualquiera de las tres etapas del aprendizaje: en el encuentro de los individuos con nueva situación, la evaluación de la nueva situación, y la forma en que los animales alteran su comportamiento en respuesta a las nuevas evaluaciones realizadas. En este sentido, aunque los individuos audaces son más rápidos para aprender tareas de alta actividad, pueden ser más lentos para aquellas que requieren una actividad reducida, mientras que en los individuos reactivos el desempeño puede ser el caso contrario. Lo anterior puede beneficiar diferentes síndromes conductuales en diferentes tareas a través de diferentes contextos (Sih y Del Giudice, 2012), y dado que en algunos casos no existe una relación directa

entre la personalidad y la capacidad de aprendizaje, no siempre ocurre de esta manera (Chung *et al.*, 2017).

En el caso de la investigación realizada con la lagartija *Calotes versicolor*, se utilizaron platos de colores con alimentos de diferente sabor, con la finalidad de observar un aprendizaje asociativo, siendo el plato transparente el que contenía un alimento agradable y el verde uno repulsivo. Cuando el alimento repulsivo fue intercambiado en el plato transparente, el 73% de la muestra ingirió el alimento equivocado del plato con previo condicionamiento, demostrando la existencia de un aprendizaje asociativo, pero no uno espacial, pues los platos de alimento se cambiaron de sitio en cada prueba (Shanbhag *et al.*, 2010).

En teiidos, se han realizado trabajos de aprendizaje en el género *Cnemidophorus*. Por ejemplo, en *C. inornatus* se observó que son capaces de usar señales visuales o de posición para discriminar entre refugios accesibles y no accesibles, siendo más fácil para ellos el usar las posiciones para navegar que las señales visuales, pues las primeras las aprenden de una manera más rápida y con mayor precisión (Day *et al.*, 2003). Por otra parte *C. tigris* es capaz de hacer distinciones finas entre colores, reconociendo el color asociado con el alimento, además de transferir esta asociación hacia otros colores (Benes, 1969). En un estudio realizado en campo con *C. murinus*, los individuos aprendieron a discriminar entre alimentos novedosos tóxicos o agradables según su posición y color; sin embargo, este aprendizaje solo se observó cuando los alimentos se colocaron en un sitio donde era difícil acceder a ellos, por lo que se asume que el costo del forrajeo para llegar al alimento influye en la retención de este aprendizaje (Schall, 2000).

3.4 Estructuras cerebrales encargadas del aprendizaje espacial

En aves y mamíferos la estructura encargada del aprendizaje es el hipocampo; sin embargo, en reptiles no existe esta estructura, por lo que se ha asumido que la corteza medial es el homólogo en este grupo. Para comprobarlo, se han realizado estudios donde se lesionan áreas de la corteza medial y se someten a los sujetos a pruebas de aprendizaje espacial (Wilkinson y Huber, 2012). En la lagartija *Cnemidophorus inornatus*, Day y colaboradores(2001) lesionaron la corteza medial y distal de distintos individuos. Al comparar el grupo control y dos experimentales determinaron que el grupo control era capaz de navegar sin problemas por el laberinto, mientras que los grupos experimentales mostraron deficiencias en la navegación. Ambas lesiones alentaron la adquisición de aprendizaje, además las lesiones en la corteza dorsal al parecer interfirieron con la formación de estrategias para la solución del laberinto, mientras que las lesiones en la corteza medial afectaron severamente la navegación eficiente dentro del laberinto. Lo anterior sugiere la participación de la corteza medial en la flexibilidad conductual para el aprendizaje durante la navegación, mientras que la dela corteza dorsal se ve involucrada en el aprendizaje sobre el uso de señales externas durante esta actividad (Day *et al.*, 2001).

Se han realizado otros trabajos donde se causaron lesiones en la corteza medial de tortugas y serpientes de cascabel (Holding *et al.*, 2012; López *et al.*, 2003a; López *et al.*, 2003b). En todos ellos se observó que los individuos con lesiones en esta área tardaron más tiempo en encontrar ciertos objetivos que aquellos organismos del grupo control. Además, en tortugas se observó que incluso con las lesiones en la corteza medial fueron capaces de llevar a cabo el aprendizaje espacial; sin embargo, les tomó más intentos y utilizaron estrategias diferentes a las del grupo control (López *et al.*, 2003b).

3.5 Aprendizaje social en reptiles

Otro tipo de aprendizaje que se ha observado en lagartijas es el social, aun en especies que no se consideran sociales (Kis *et al.*, 2015). Estos experimentos se basan en dos tratamientos, el control y el experimental en el que dos individuos interactúan, los demostradores (que son capaces de realizar una tarea) y los observadores (que no tienen ninguna experiencia). En tortugas y en la lagartija *Pogona vitticeps* solo los individuos que tuvieron un demostrador fueron capaces de llevar a cabo la tarea, además fueron capaces de realizarla más de dos veces (Kis *et al.*, 2015; Wilkinson *et al.*, 2010). En *Bassiana duperreyi* las lagartijas juveniles son mejores para aprender de sus conespecíficos que las lagartijas adultas o lagartijas juveniles sin demostrador, aunque estas últimas son más rápidas para aprender que las lagartijas adultas. Aquellas lagartijas juveniles que tenían un demostrador adulto aprendieron más rápido que las que tenían un demostrador juvenil (Noble *et al.*, 2014). Estos trabajos demuestran que algunos reptiles son capaces de aprender de sus conespecíficos aun cuando no se trate de animales sociales, siendo los juveniles los más propensos a imitar conductas y agregarlas a su repertorio conductual.

3.6 Aprendizaje y memoria en reptiles

La memoria a largo plazo es una ventaja adaptativa, pues permite a los individuos retener información crucial para la supervivencia, por ejemplo, la localización de recursos (Soldati *et al.*, 2017). Existen pocos estudios en reptiles que prueben la retención de información, la mayoría realizados en tortugas. Davis y Burghardt (2007) enseñaron dos tareas a nueve tortugas, la primera fue obtener el alimento de una botella discriminando entre dos de ellas, una vez que se consideraron aprendidas las tareas, no volvieron a tener contacto con la prueba por 7.5 meses y

posteriormente por 12 meses. Al ser evaluadas nuevamente, hubo una tasa de éxito medio (porcentaje de decisiones correctas) de 77-81%, demostrando que las tortugas habían mantenido en su mayoría, el aprendizaje. El segundo, consistió en enseñarle a las tortugas a asociar señales visuales con alimentos en diferentes cantidades, simulando una situación donde los individuos deben ser capaces de evaluar el valor relativo de cada recurso. Una vez que se consideró que aprendieron, no volvieron a tener contacto con la prueba hasta 18 meses después, al volverlas a examinar, las tortugas fueron capaces de recordar la información adquirida previamente (Soldati *et al.*, 2017).

En la tortuga pintada (*Chrysemys picta*), se observó un periodo crítico de aprendizaje en los primeros tres años de las tortugas, pues individuos que fueron relocalizados hacia el sitio de estudio no fueron capaces de encontrar y aprender las rutas desde cuerpos de agua temporales hacía los cuerpos de agua permanentes. Por otra parte, los individuos relocalizados menores a tres años fueron capaces de aprender las mismas rutas que los individuos nativos y recordarlas. Lo anterior sugiere que la experiencia que obtienen en los primeros años sobre el espacio geográfico y sus cambios puede llegar a ser un factor más importante que los estímulos sensoriales o incluso el costo energético (pues las cuatro rutas usadas por las tortugas no eran las más sencillas) para la formación de un aprendizaje y en como los animales responden a los cambios en el ambiente (Roth y Krochmal, 2015).

3.7 Generalidades de la especie

La lagartija de estudio, *Aspidoscelis costatus costatus* (figura 1) pertenece a la familia Teiidae, esta se caracteriza por una morfología altamente conservada, con un alargamiento en el cuerpo además de un engrosamiento en la cola formando un patrón corporal que aumenta la

actividad en las especies de la familia y beneficia el forrajeo activo. Se ha observado que este último les proporciona una ventaja competitiva dentro de los microhábitats (Vitt y Pianka, 2004). Esta familia posee una termorregulación heliotherma y las temperaturas óptimas más altas en lagartijas, superando los 40°C en algunos casos. En el caso de *Aspidoscelis costatus costatus*, se ha reportado una temperatura corporal media de 38.7°C (Rubio-Blanco, 2007; Sinervo *et al.*, 2010; Vitt y Pianka, 2004).

Se reconocen 87 especies para el género *Aspidoscelis*, de las cuales 45 de ellas se distribuyen en México, encontrando 23 dentro de alguna categoría de riesgo (Güizado-Rodríguez *et al.*, 2012; Reeder *et al.*, 2003). Estas especies se caracterizan por una lengua bifurcada y tres escamas parietales. Se distribuyen desde América del norte hasta el extremo noroeste de Costa Rica, principalmente en ambientes tropicales y templados (Güizado-Rodríguez y Casas-Andreu, 2013; Reeder *et al.*, 2003).



Figura 1. Macho adulto de *Aspidoscelis costatus costatus*, en Tonatico, Estado de México. Fotografía de Axel Heredia.

La lagartija *Aspidoscelis costatus costatus* (figura 1) es ovípara, endémica a la cuenca del Balsas, con poblaciones en Guerrero, México, Morelos, Puebla y Tlaxcala (Duellman y Zweifel, 1962; Rodríguez-Romero *et al.*, 2003). Existe un dimorfismo sexual donde los machos presentan un tamaño de cabeza, fémur y longitud hocico-cloaca (LHC) mayor que las hembras, además de una coloración abdominal más intensa. Por su parte las hembras presentan una distancia interaxilar mayor (Aguilar *et al.*, 2010; Carmen-Cristóbal, 2014). Su dieta está compuesta principalmente por insectos (ortópteros, coleópteros e isópteros), siendo considerada una especie especialista según el índice de Levins, y a pesar del marcado dimorfismo no existe diferencia en la alimentación entre sexos (Muñoz-Manzano, 2010).

La coloración dorsal depende de la estacionalidad, durante la época de sequía la coloración dorsal es parda, mientras que en la época lluviosa presentan una coloración verde, esta no se encuentra relacionada con la dominancia entre individuos (Hernández-Gallegos y Domínguez-Vega, 2012). Su ciclo reproductivo también se encuentra asociado a estas dos épocas, iniciando al final de la época de sequía y terminando con la época de lluvias. Presentan un ciclo reproductivo asociado a un solo evento anual, asincronía ovárica y el tamaño de nidada más grande dentro del género, además se ha reportado una baja supervivencia anual para la especie (Hernández-Hernández, 2010; Pérez-Almazán, 2007; Rubio-Blanco, 2007).

3.8 Aspectos conductuales de Aspidoscelis costatus costatus

Estudios conductuales en la especie han mostrado que existe un mayor número de individuos reactivos que proactivos en una población. De manera particular, los individuos reactivos son capaces de prestar atención al ambiente y sus cambios, adaptando su conducta hacia estos, lo cual los

hace desempeñarse mejor en ambientes inestables, ya que son capaces de encontrar alimento aun cuando este ha cambiado de ubicación. Por otro lado, los individuos proactivos se han mostrado menos afectados ante la presencia de objetos novedosos en el ambiente, respondiendo mejor a ellos que los individuos reactivos (Rangel-Patiño, 2014). Además, se ha observado que las características conductuales son consistentes a lo largo de la vida de los individuos aún en diferentes contextos, presentando ciertas diferencias entre estadios ontogenéticos, donde las crías se arriesgan menos al explorar que los juveniles y adultos. Estas respuestas conductuales también se encuentran relacionadas con el periodo de eclosión de los individuos, donde aquellos que eclosionaron temprano en la temporada tienden a ser más rígidos en sus respuestas que aquellos eclosionados en épocas tardías de la temporada, los cuales suelen ser más flexibles en sus respuestas. Estas diferencias en las respuestas pueden clasificar a los individuos en dos, individuos intrépidos que son más activos y tardan menos tiempo en alimentarse y en explorar ambientes nuevos, ambientes donde han sido amenazados por un depredador. Por otra parte, los individuos tímidos tardan más tiempo en realizar estas actividades y permanecen más tiempo en sus refugios (Heredia-Morales, 2016).

En cuanto a las interacciones intraespecíficas, se ha reportado una agresividad similar entre sexos en la especie; sin embargo, entre los machos existe una diferencia relacionada al patrón dorsal, donde individuos moteados suelen ser más agresivos que los rayados, existiendo una relación entre agresividad y dominancia, siendo los individuos más agresivos los dominantes. Por otra parte las hembras probaron ser más sociables y activas que los machos (Carmen-Cristóbal, 2014).

Debido a estas características conductuales se utilizó a esta especie para la realización de este trabajo, pues se ha observado que los individuos

con respuestas conductuales marcadas son mejores para las tareas de aprendizaje (Carazo *et al.*, 2014). En el caso específico de la memoria se ha observado que los individuos proactivos que benefician la velocidad sobre la precisión podrían retener menos información si esta retrasa el proceso de toma de decisiones, mientras los individuos reactivos podrían almacenar más información a largo plazo, incluyendo información que no es relevante en el momento pero podría serlo más adelante (Sih y Del Giudice, 2012). En la población de estudio se han observado más individuos reactivos que proactivos, por lo que la especie representa un buen modelo para evaluar los objetivos planteados.

4. HIPÓTESIS

Se logrará generar un aprendizaje en crías de *Aspidoscelis costatus costatus*, el cual se mantendrá a lo largo del tiempo y que podrá ser observado en un siguiente estadio ontogenético, en este caso en su estadio juvenil.

5. OBJETIVOS

General

Determinar si el aprendizaje asociativo se mantiene a lo largo de dos estadios ontogenéticos en *Aspidoscelis costatus costatus*.

Particulares

🦎 Generar un aprendizaje asociativo en crías de *Aspidoscelis costatus costatus*.

🦎 Determinar si los individuos mantienen este aprendizaje hasta el estadio juvenil.

6. JUSTIFICACIÓN

El aprendizaje asociativo tiene un gran valor adaptativo, pues permite al animal hacer predecibles los sucesos que se dan en su entorno para responder con el comportamiento más adecuado. Así mismo, les permite identificar las relaciones de contingencia y causales entre acontecimientos externos o entre su conducta y los efectos que esta tiene (Colmenares y Gómez, 2010b). La capacidad de llevar a cabo aprendizaje, cobra mayor importancia cuando se observa una fragmentación de hábitat o algún tipo de alteración en este, si los individuos son capaces de reconocer estímulos externos que impliquen un peligro y predecir lo que va a suceder, podrán tener una mejor respuesta ante estas situaciones y aumentarán sus probabilidades de supervivencia y reproducción. Debido a que el ambiente donde se colectaron los individuos de *Aspidoscelis costatus costatus* está en constante cambio a causa de actividades humanas, la habilidad de formar y retener estas asociaciones sería de gran importancia para la supervivencia de la población.

7. MÉTODO

7.1 Área de estudio

La colecta de organismos se realizó en el municipio de Tonalico, Estado de México, dentro de la localidad “El Cerrito” en las coordenadas $99^{\circ} 40'W$, y $18^{\circ} 48'N$, el cual se señala en verde dentro del mapa (figura 2). El municipio se encuentra localizado al sur del Estado, el clima es subtropical con lluvias en verano, con una precipitación anual de 963.8mm y una temperatura máxima de $27.7^{\circ}C$ y mínima de $12.3^{\circ}C$. El 45.52% del territorio es usado para agricultura y el 2.09% para el desarrollo urbano (CONAGUA, 2010; INEGI, 2009).

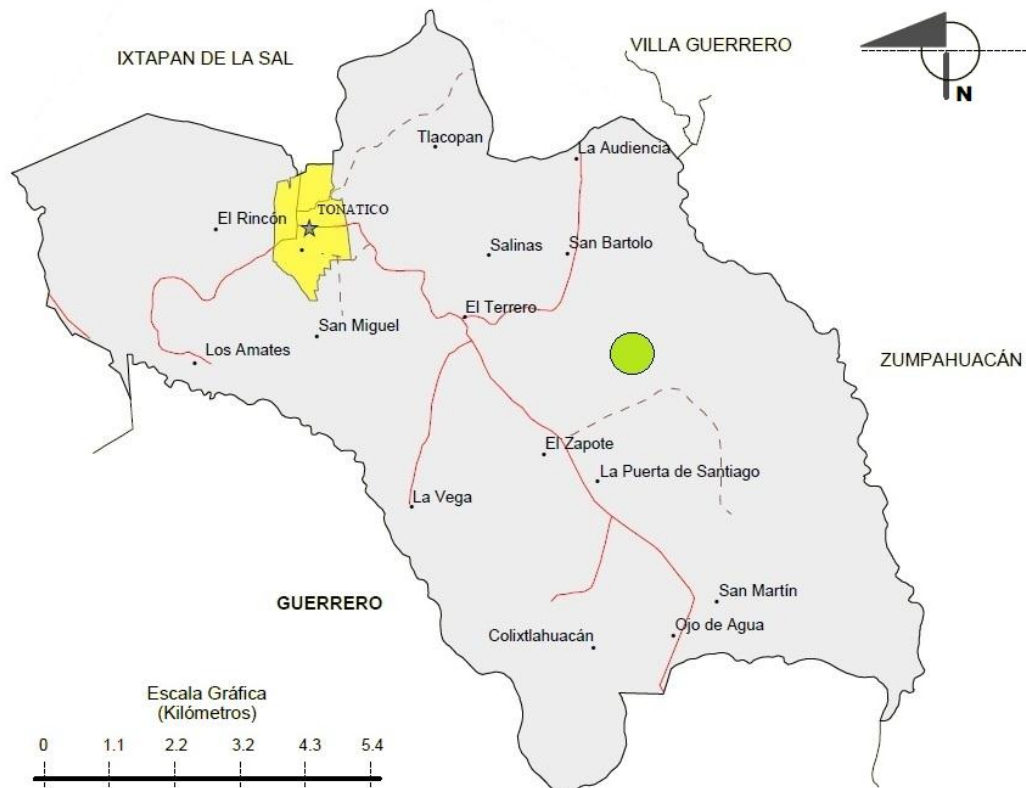


Figura 2. Mapa del municipio de Tonalico, Estado de México. Se señala en verde la localidad de El Cerrito, área de colecta de *Aspidoscelis costatus costatus*. Modificado de INEGI, 2009.

7.2 Colecta y condiciones en cautiverio

Se colectaron 12 crías (LHC<45 mm; tabla 1) de *Aspidoscelis costatus costatus* en el mes de noviembre de 2017 con la ayuda de una trampa de desvío (permiso en trámite 09/K5-0644/11/19). Una vez colectadas, las lagartijas fueron colocadas individualmente en costales de tela y etiquetadas con el sitio específico de captura. Posteriormente, fueron trasladadas al Laboratorio de Ecología y Conducta de la Universidad Autónoma del Estado de México donde fueron sexadas (5 machos y 7 hembras), medidas al milímetro más cercano con un vernier digital Fowler® (modelo No. 54-101-2) y pesadas con una balanza digital Ohaus® (modelo YA102). Los individuos fueron mantenidos en terrarios individuales de plástico (figura 3) con *peat moss* como sustrato. Una lámpara de calor de 100 watts suspendida a 28 cm del terrario proporcionó una temperatura promedio de 36°C. De manera complementaria, una lámpara de luz natural VitaLite programada automáticamente proporcionó un ciclo de 8 horas de luz y 16 de oscuridad. Cada lagartija fue alimentada cada dos días con 8 grillos (*Achaeta domestica*), debido a que son consistentes en la dieta de la especie durante todo su desarrollo en la zona de estudio (Muñoz-Manzano, 2010). Estos se espolvorearon con calcio y vitaminas dos veces por semana y se ajustó su tamaño de acuerdo con la edad de las lagartijas (ver más adelante), asimismo se les proporcionó agua *ad libitum* en un bebedero pequeño y rociada sobre el sustrato.

Los individuos fueron mantenidos en estas condiciones desde su captura hasta el inicio de los experimentos (tres meses posteriores a la captura) y entre experimentos (hasta llegar a la etapa juvenil, tabla 1). Durante el periodo de experimentación, la alimentación de los individuos se llevó a cabo en la arena experimental (ver más adelante). Una vez que los experimentos finalizaron, los individuos fueron marcados por ectomización

de falanges y liberados en el sitio de captura. Es importante señalar que las actividades de investigación se realizaron bajo las normas éticas establecidas en la Norma Oficial Mexicana NOM-062-ZOO-1999 Especificaciones técnicas para la Producción, Cuidado y Uso de los Animales de Laboratorio, así como en las Guías Internacionales para el Manejo de Animales en Investigación Conductual y Enseñanza (NOM-062-ZOO-1999; Anim. Behav., 2012).

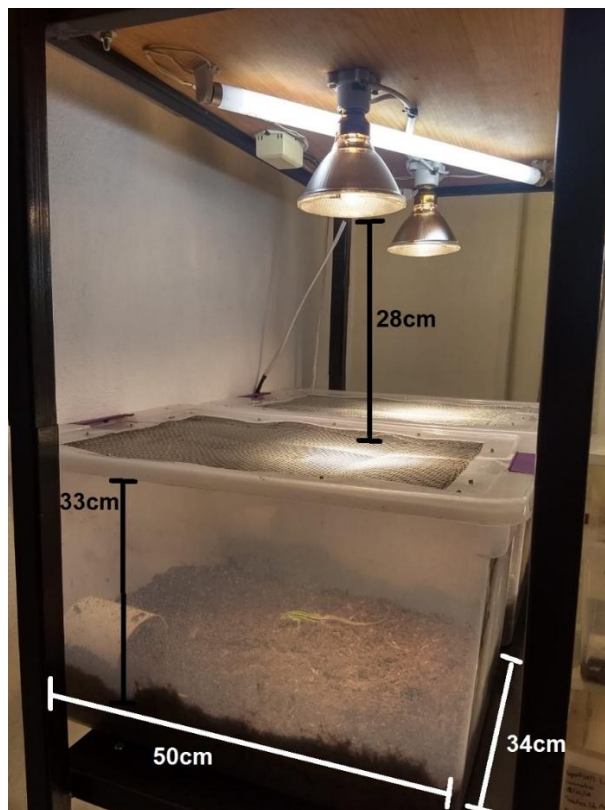


Figura 3. Encierros individuales en los que se mantuvieron a los ejemplares de *Aspidoscelis costatus costatus* en cautiverio. En la figura se muestran sus dimensiones y en la parte superior se observan focos de calor de 100 Watts y una lámpara VitaLite, así como el sustrato de *peat moss*.

7.3 Pruebas conductuales

Se realizaron pruebas conductuales con el objetivo de que los individuos asociaran un landmark con la obtención de alimento. Se utilizó una arena experimental rectangular con una barrera en la parte final, dividiendo las zonas de alimentación (asociada a círculos) y la de un sitio control (asociada a líneas verticales) donde se colocó un señuelo de alimento. Se utilizaron dos grillos (*Achaeta domestica*) para cada prueba, los cuales se inmovilizaron y se colocaron vivos en tapas de cajas Petri de plástico con fondo blanco y un diámetro de 4cm. Para el caso del sitio control, se cerraron las cajas Petri imposibilitando la obtención de alimento. El tamaño de las presas se ajustó al aumento de tamaño de las lagartijas por lo que se ofrecieron grillos tamaño cabeza de alfiler para las crías y cabeza de clavo para los individuos juveniles.

Los experimentos se iniciaron en febrero, tres meses después de la captura, pues la actividad en la especie disminuye incluso en cautiverio durante los meses de invierno, con la finalidad de que el periodo de baja actividad no tuviera un efecto en el desempeño de los organismos durante las pruebas. Las pruebas se realizaron dentro del horario de actividad de las lagartijas en su sitio de captura, de las 10:00 a 16:00 horas para crías y juveniles (Rubio-Blanco, 2011). El estadio ontogenético (crías y juveniles) se determinó mediante la longitud hocico-cloaca según lo señalado por Rubio-Blanco (2007) (tabla 1).

Tabla 1. Intervalos de longitud hocico-cloaca (LHC, mm) para clasificar los estadios ontogenéticos de *A. costatus costatus* en Tonatico, Estado de México. Tomado de Rubio-Blanco (2007).

SEXO	ESTADIO		
	Crías	Jóvenes	Adultos
Machos	29-45	46-75	76-129
	29-45	46-67	68-110
Hembras			

7.4 Arenas experimentales

Se utilizaron dos arenas experimentales de 60 cm de largo, 40 cm de ancho y 30 cm de alto, con un sustrato de corcho y paredes de plástico corrugado (Coroplast) blanco. El final de las arenas experimentales (referida como Zona 3 en la figura 4) se encontraban divididas por una pared de 20 cm. Gracias a esta división se mantuvieron dos zonas (referidas como alimentación y control en la figura 4), en las cuales se colocaron dos landmarks en las paredes: de un lado círculos y del otro líneas verticales. La ubicación de los landmarks era opuesta entre la arena experimental 1 y 2 y los individuos se evaluaban en ambos terrarios para evitar que utilizaran la posición del alimento (lateralidad) en lugar de los landmarks para localizar el objetivo. En el inicio de la arena se colocó un área de aclimatación, la cual consistió en un tubo de PVC oscuro y removible (Z. A. en la figura 4), donde se colocaron los individuos al inicio de cada prueba y del cual la temperatura promedio fue de 36°C. Sobre la superficie de la arena se señalaron tres zonas, cada una de 20 cm para facilitar la obtención de datos de actividad durante los análisis. Asimismo, se colocó una estructura de PVC sobre cada arena que sostenía dos focos de 250 watts a 120 cm de altura con relación al suelo y de 2 cm entre ellos, los cuales mantuvieron la temperatura entre 34°C y 40°C en el terrario dependiendo de la zona (figura 4).

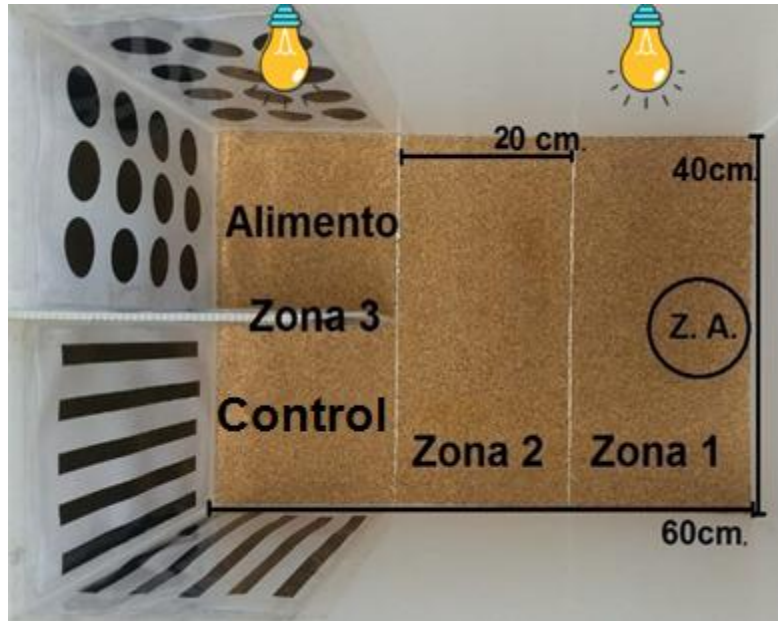


Figura 4. Arena experimental para la evaluación del aprendizaje asociativo en *Aspidoscelis costatus costatus*. Se observan tres zonas marcadas, dentro de la zona 1 se encuentra la zona de aclimatación (Z. A.), donde se colocó un tubo de PVC y la lagartija al inicio de las pruebas. Asimismo, se observa la colocación de las fuentes de calor (lámparas de 250W). La zona tres se dividió en dos, el área donde los individuos encuentran alimento accesible (asociado a círculos) y el área control (alimento visible pero no disponible, asociado con un patrón de líneas).

7.5 Diseño experimental

Al inicio de cada prueba se tomó la temperatura de la lagartija con un termómetro infrarrojo Fluke® (Modelo 62 mini ir termómetro). Posterior a esto, se colocó cada individuo en la zona de aclimatación (dentro del tubo de PVC) durante diez minutos y posterior a esto se retiró el tubo de PVC. Se permitió a la lagartija moverse con libertad por la arena durante 30 minutos, pues en pruebas piloto se observó que era tiempo suficiente para completar la tarea. Al finalizar el tiempo cada individuo se retiró de la arena, se le tomó nuevamente la temperatura y se colocó de nuevo en su terrario. Luego de

cada prueba se limpió la arena con alcohol al 70% para eliminar olores que pudieran interferir en las respuestas de los individuos. Cada individuo fue sometido a la prueba una vez al día hasta cumplir el criterio de aprendizaje, siendo este alimentarse correctamente ocho de 10 veces seguidas, teniendo de margen sólo dos errores. La duración máxima de la prueba fue de 20 días para los individuos que no lograron cumplir con el criterio anterior (Carazo *et al.*, 2014; Clark *et al.*, 2014). Cada vez que un individuo cumplió con los criterios, fue mantenido en su terrario individual hasta alcanzar la talla juvenil. Los experimentos fueron videograbados con cámaras Canon (modelo vixia HF R62) y Sony (modelo HDR-XR150) y analizados posteriormente.

Todos los individuos fueron evaluados como crías (en el mes de febrero) y nuevamente como juveniles en junio (cuatro meses después). Durante el periodo entre experimentos todos los individuos permanecieron en su terrario individual en las condiciones señaladas previamente.

7.6 Análisis de vídeos

Se revisaron todos los videos de crías y juveniles (195 horas de video) y se obtuvo la frecuencia y duración de cada una de las respuestas descritas en la tabla 2. Cada conducta corresponde a una variable medida en cada individuo durante las pruebas diarias, existiendo un límite de 20 pruebas por individuo en cada estadio ontogenético. Con estos datos se elaboró una base que también incluyó la cantidad de grillos que comieron durante cada prueba, temperatura inicial y final de los individuos.

Tabla 2. Descripción de respuestas medidas durante los experimentos de aprendizaje asociativo en *Aspidoscelis costatus costatus*.

Respuesta	Descripción
Errores antes de alimentarse	Número de veces que el individuo intentó alimentarse del señuelo (empujar la caja o colocarse sobre ella) antes de encontrar el alimento y consumirlo
Errores después de alimentarse	Número de veces que el individuo intentó obtener el alimento del señuelo (empujar la caja o colocarse sobre ella) después de alimentarse
Intentos antes de alimentarse	Número de veces que el individuo empujó o se colocó sobre el plato de comida correcto sin hacer contacto con los grillos
Intentos después de alimentarse	Número de veces que el individuo empujó o se colocó sobre el plato de comida vacío
Latencia en explorar	Tiempo que el individuo permaneció inmóvil después de retirar el tubo de PVC
Latencia de forrajeo	Tiempo que el individuo tardó en consumir el alimento a partir de que comenzó a explorar
Tiempo de actividad por zonas	Tiempo que el individuo pasó en cada una de las tres zonas del terrario a partir de que comenzó a explorar
Número de días en aprender	Número de días que le tomó a cada individuo completar el criterio de aprendizaje

7.7 Análisis de datos

Se utilizó Statgraphics Centurion XV.I para los análisis estadísticos. Para todos los datos se realizaron pruebas de normalidad Skewness-Kurtosis con la finalidad de determinar el tipo de estadística a usar. El número de días que tardaron los individuos en aprender mostró una distribución normal, por lo que se realizó una prueba de t-Student para comparar las

medias entre estadios ontogenéticos. Debido a que ninguna otra variable mostró una distribución normal tanto para los datos en crías como juveniles, se realizaron pruebas no paramétricas.

Se compararon los datos de cada variable en crías y juveniles mediante pruebas de Wilcoxon. Para las variables errores antes de alimentarse, latencia en explorar, latencia de forrajeo y el tiempo de actividad en las zonas medias del terrario (Zonas 1 y 2, figura 4) se realizó una regresión lineal para cada estadio, posteriormente se graficaron en SigmaPlot 11 utilizando el promedio obtenido para la variable durante cada día de prueba en el estadio de cría y juvenil.

8. RESULTADOS

No se observaron diferencias significativas entre estadios en el número de días que les llevó a los individuos cumplir con el criterio de aprendizaje ($t= 1.2822$, $p= 0.1130$, $g.l.=11$) entre los dos estadios ontogenéticos (figura 5).

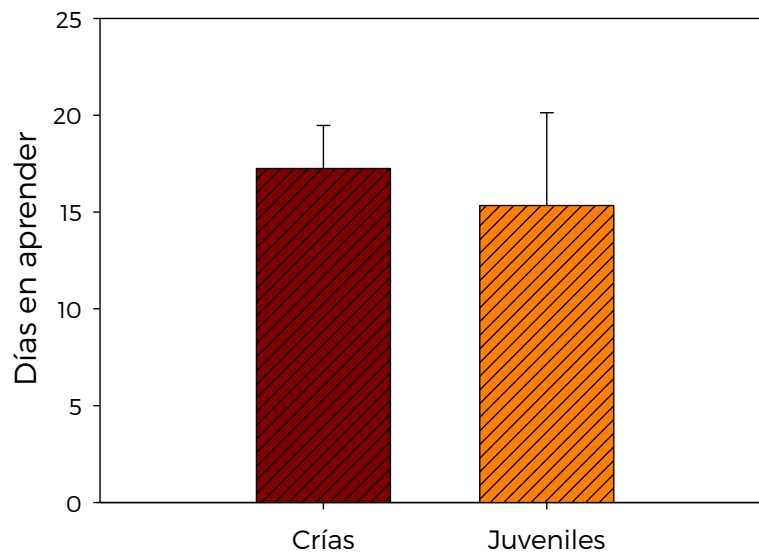
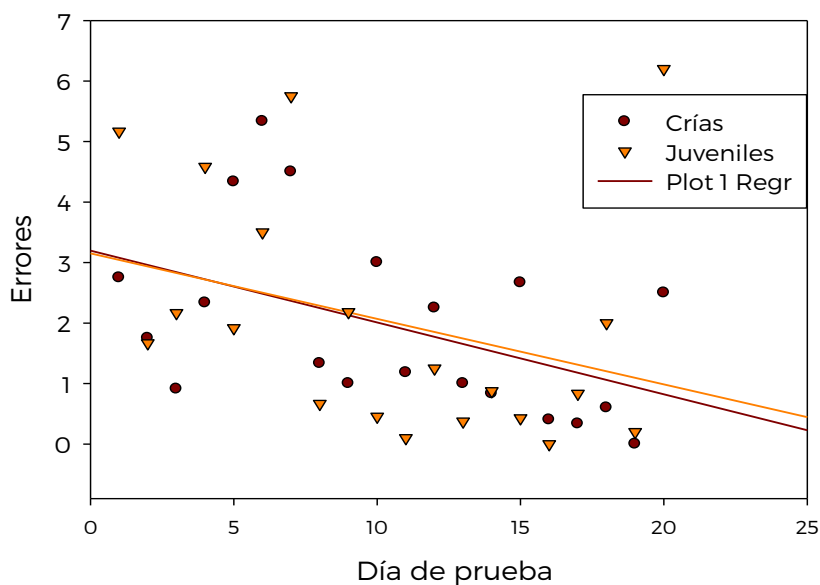


Figura 5. Promedio de días que le llevó aprender la tarea a los individuos de *Aspidoscelis costatus costatus* en sus estadios de cría y juvenil durante las pruebas de aprendizaje asociativo. No se observaron diferencias significativas entre estadios ($p>0.05$).

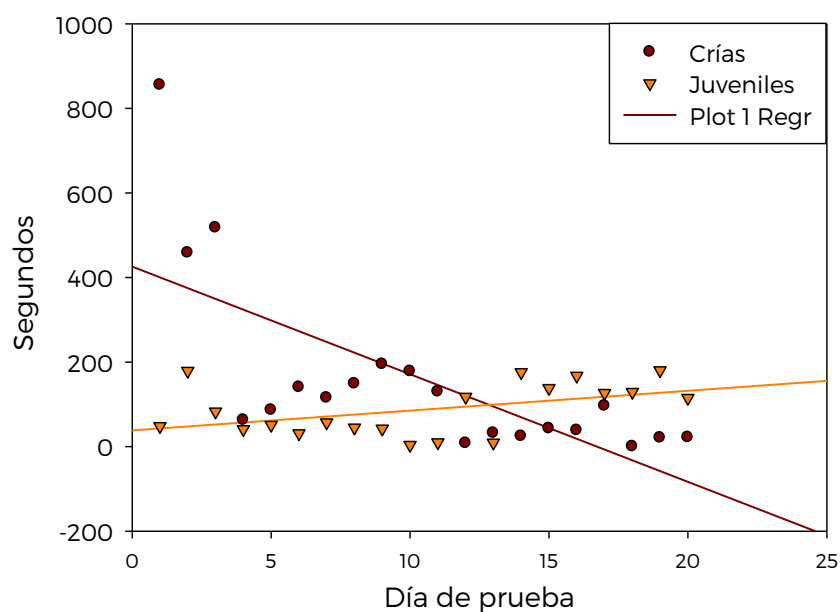
Tampoco se encontraron diferencias significativas en el número de errores cometidos antes de alimentarse entre crías y juveniles ($p= 0.9099$, $R= 14.78\%$; Wilcoxon $p= 0.555$, $Z= -0.590$); sin embargo, se observó una tendencia a disminuir el número de errores cometidos antes de alimentarse a lo largo de los días de prueba tanto en crías como en juveniles (figura 6).



$$\text{Errores_antes} = 3.19619 - 0.118649 * \text{Prueba} - 0.0435074 * (\text{Estadio}=\text{Juvenil}) + 0.0103702 * \text{Prueba} * (\text{Estadio}=\text{Juvenil})$$

Figura 6. Número promedio de errores cometidos antes de alimentarse por día en crías y juveniles de *Aspidoscelis costatus costatus* durante las pruebas de aprendizaje asociativo. Las líneas muestran el análisis de regresión de los datos y se muestra la ecuación de la recta.

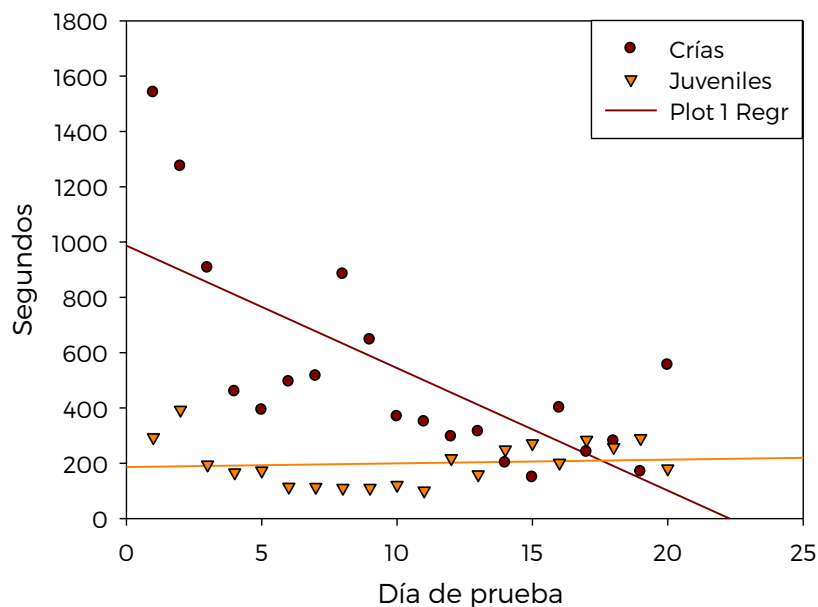
Por otro lado, la latencia en dejar la zona de aclimatación y comenzar a explorar la arena mostró una diferencia significativa entre estadios ($p=0.0000$, $R=49.76\%$; Wilcoxon $p=0.000$, $Z=-3.864$). Las crías disminuyeron el tiempo a lo largo de las pruebas, mientras que para los juveniles el tiempo fue en aumento (figura 7).



$$\text{Latencia_explorar} = 425.603 - 25.4404 * \text{Prueba} - 387.415 * (\text{Estadio}=\text{Juvenil}) + 30.1287 * \text{Prueba} * (\text{Estadio}=\text{Juvenil})$$

Figura 7. Diferencias en la latencia en abandonar la zona de aclimatación por primera vez para cada una de las pruebas diarias de aprendizaje asociativo entre crías y juveniles de *Aspidoscelis costatus costatus*. Las líneas muestran el análisis de regresión de los datos y se muestra la ecuación de la recta.

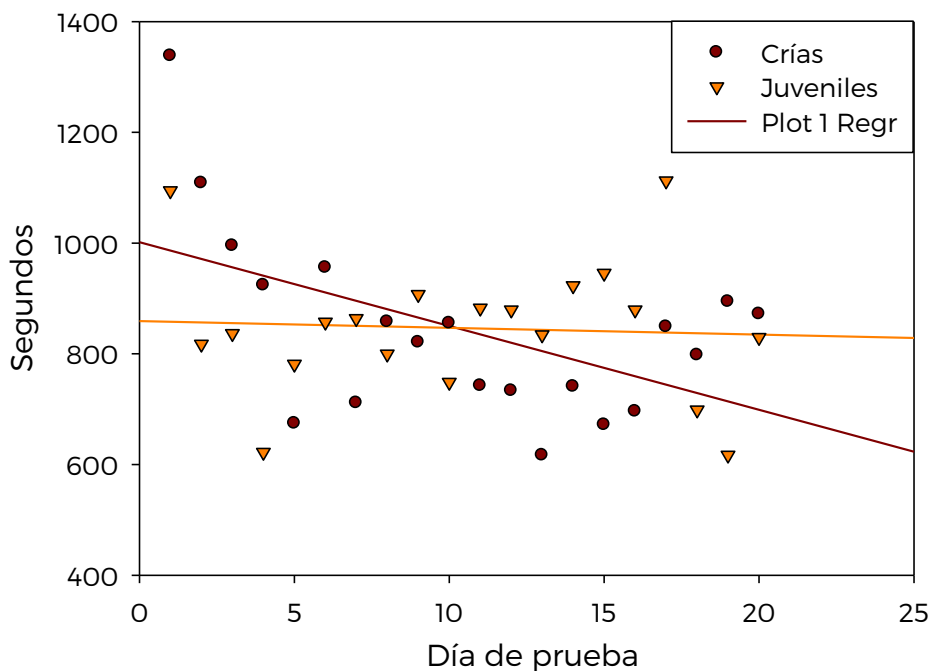
Por su parte, la latencia de forrajeo también presentó diferencias significativas entre estadios ($p=0.0002$, $R= 62.46\%$; Wilcoxon $p= 0.000$, $Z= -8.918$), donde las crías disminuyeron la latencia de forrajeo a lo largo de los experimentos, mientras que para los juveniles fue menor y más estable desde el inicio de los experimentos comparado con las crías (figura 8).



$$\text{Latencia_forrajeo} = 986.636 - 44.2681 * \text{Prueba} - 800.631 * (\text{Estadio}=\text{Juvenil}) + 45.6225 * \text{Prueba} * (\text{Estadio}=\text{Juvenil})$$

Figura 8. Latencia de forrajeo promedio observada en crías y juveniles de *Aspidoscelis costatus costatus* a lo largo de las pruebas diarias de aprendizaje asociativo. Las líneas muestran el análisis de regresión de los datos y se muestra la ecuación de la recta.

El tiempo que pasaron los individuos en las primeras dos zonas del terrario no presentó una diferencia significativa entre crías y juveniles ($p=0.0750$, $R=18.21\%$; Wilcoxon $p=0.934$, $Z=-0.082$), aunque se observó un decrecimiento en el tiempo que las crías pasaron en estas zonas conforme avanzaron los días de experimentación (figura 9).



$$\text{Tiempo_zonas} = 1001.51 - 15.136 * \text{Prueba} - 142.3 * (\text{Estadio} = \text{Juvenil}) + 13.9139 * \text{Prueba} * (\text{Estadio} = \text{Juvenil})$$

Figura 9. Comparación de regresión lineal entre crías y juveniles de *Aspidoscelis costatus costatus* conformada con el tiempo promedio invertido por los individuos en las primeras dos zonas de la arena experimental durante las pruebas de aprendizaje asociativo. Las líneas muestran el análisis de regresión de los datos.

En la tabla 3 se presentan las medias, desviación estándar y valor en la prueba de Wilcoxon para el resto de las variables evaluadas entre los dos estadios ontogenéticos en *Aspidoscelis costatus costatus*. En esta se observa que los juveniles tuvieron una temperatura mayor antes y después de las pruebas, comieron una mayor cantidad de grillos y realizaron un mayor número de errores e intentos de obtener alimento después de haber comido en comparación con las crías. Por otra parte, las crías realizaron más

intentos para alimentarse antes de lograr hacerlo de manera correcta que los juveniles. No se observaron diferencias significativas en el tiempo que los individuos invirtieron en la zona 3 del terrario o en alguna de sus subdivisiones (círculos y líneas) (figura 4).

Tabla 3. Comparación para cada variable evaluada durante las pruebas de aprendizaje asociativo en crías y juveniles de *Aspidoscelis costatus costatus*. Se marca con negritas las diferencias significativas.

	<i>Crías</i>		<i>Juveniles</i>		P (prueba de Wilcoxon)
	Media	Desviación estándar	Media	Desviación estándar	
<i>Número de grillos</i>	1.4645	0.7409	1.9806	0.1382	0.000
<i>Errores después</i>	5.2645	8.8567	10.9806	11.4798	0.000
<i>Intentos antes</i>	0.4258	1.2890	0.0516	0.3379	0.000
<i>Intentos después</i>	3.6774	6.1231	9.8838	7.57641	0.000
<i>Zona de líneas</i>	565.168	338.348	530.51	277.783	0.483
<i>Zona de círculos</i>	394.548	252.924	426.716	328.118	0.199
<i>Zona 3</i>	959.716	326.241	957.226	282.961	0.880
<i>Temperatura inicial</i>	32.4432	2.2629	34.8303	2.5712	0.000
<i>Temperatura final</i>	33.3568	2.4021	36.6877	1.9152	0.000

Por último, se calculó la tasa de éxito al realizar la tarea para cada individuo en los dos estadios ontogenéticos (tabla 4), con base en el trabajo realizado por Davis y Burghardt (2007). Se consideró que el número de pruebas totales correspondió al 100% y se obtuvo el porcentaje correspondiente para cada individuo según el número de pruebas que realizaron sin cometer errores. Los resultados muestran un éxito promedio de 69.50% para las crías y de 72.92% para los juveniles. Posterior a esto se

realizó una prueba de comparación de medias (t de Student), donde no se observaron diferencias significativas entre la tasa de éxito promedio de los dos estadios ($t = -0.670$, $p = 0.2583$, $gl = 11$).

Tabla 4. Tasa de éxito de cada individuo de *Aspidoscelis costatus costatus* al realizar una tarea de aprendizaje sin cometer errores durante dos estadios ontogenéticos.

<i>Individuo</i>	<i>Cría</i>	<i>Juvenil</i>
1	55%	75%
2	65%	100%
3	65%	60%
4	55%	55%
5	80%	80%
6	45%	55%
7	80%	90%
8	85%	90%
9	75%	65%
10	85%	60%
11	70%	90%
12	75%	55%
<i>Promedio</i>	69.50%	72.92%

9. DISCUSIÓN

No se observaron diferencias entre crías y juveniles en el número de días que les tomó completar el criterio de aprendizaje. Sin embargo, se puede observar la formación de un aprendizaje en la muestra ya que solo 4 crías y 5 juveniles no fueron capaces de completar el criterio en las 20 pruebas que se les otorgó por estadio. Esto se apoya en el hecho de que el porcentaje de individuos que aprendió a realizar la tarea en cada estadio fue de 66.66% para crías y 58.33% en juveniles. Para tareas de aprendizaje asociativo, Kang, Goulet y Chapple (2018) reportaron que el 33% de sus individuos aprendieron, mientras que Noble, Byrne y Whiting (2014) reportaron un 92% de individuos. Aunque los valores de este último son altos, se debe tomar en cuenta que el trabajo se realizó para observar el aprendizaje social en reptiles, donde los individuos que observaron a otros realizar las tareas aprendieron más rápido que el grupo control, por lo que es posible que esta sea la razón principal por la cual el número de individuos que logró cumplir los criterios de aprendizaje fue elevado, a diferencia del presente trabajo donde no existió un demostrador de la tarea.

Por otra parte, para tareas de aprendizaje espacial e instrumental se han reportado diferentes porcentajes correspondientes al número de individuos que aprendieron a realizar las tareas. De estos el más alto fue de 46.7% para una tarea de aprendizaje instrumental, y el porcentaje más bajo correspondió a hembras realizando una tarea de aprendizaje espacial, donde solo el 22.6% logró cumplir con el criterio (Carazo *et al.*, 2014; Clark *et al.*, 2014). El porcentaje de individuos que logró completar el criterio de aprendizaje en este trabajo fue mayor a los reportados en otros estudios (exceptuando el trabajo de aprendizaje social). Estos resultados indican que los individuos de la población de *A. costatus costatus* se desempeñan bien en tareas de aprendizaje asociativo, pues más de la mitad de la muestra fue

capaz de cumplir con el criterio de aprendizaje en 20 días independientemente de su estadio.

Aunque el número de días que le tomó a los individuos completar el criterio no se vio afectado por la experiencia previa en la arena, otras variables si parecen haber estado influenciados por esta, como el número de grillos que comieron los individuos durante las pruebas, el tiempo que les tomó abandonar el sitio de aclimatación, el tiempo de forrajeo y los intentos realizados antes y después de alimentarse.

Se observó una influencia de la experiencia al obtener el alimento y al alimentarse. En este caso, las crías comieron menos que los individuos juveniles, de los cuales, la media fue muy cercana a dos, lo cual indica que los juveniles identificaban los grillos como alimento desde el inicio de la prueba, probablemente por la experiencia que tuvieron durante el estadio de cría alimentándose de ellos en la arena y a lo largo de su estancia en cautiverio, no se considera que la saciedad o hambre tengan un efecto en estas observaciones pues el tamaño de los grillos se ajustó según el tamaño de las lagartijas. Las crías cometieron más intentos antes de alimentarse que los juveniles, los cuales se refieren al número de veces que empujaron la tapa con alimento antes de consumirlo. Lo anterior, indica que las crías tuvieron más problemas para obtener el alimento de los que tuvieron los juveniles, los cuales fueron capaces de alimentarse desde el primer día de prueba pues sabían cómo hacerlo por la experiencia y aprendizaje obtenido durante el estadio de crías. Sin embargo, los juveniles realizaron más intentos para alimentarse y errores después de haber obtenido su comida. Estas diferencias no parecen estar relacionadas con el hambre de los individuos, pues ninguno fue privado del alimento antes de las pruebas, aunado a ello el tamaño de los grillos se ajustó de cría a juveniles (ofreciendo tamaño cabeza de alfiler a los primeros y cabeza de clavo a los segundos).

Por lo tanto, los estudios demuestran que los individuos no perdieron interés en el estímulo entre y durante las pruebas.

Se puede asumir que los individuos juveniles fueron más exitosos para realizar la tarea de alimentarse que las crías. De manera similar, Paulissen (2008) observó que las lagartijas con experiencia previa en un ambiente son más rápidas para realizar una tarea que aquellas inexpertas. En este trabajo, las lagartijas inexpertas fueron las crías, pues no contaban con ningún contacto con la arena experimental por lo que tardaron más tiempo en comer, comieron menos y tuvieron dificultades para acceder al alimento a diferencia de los individuos juveniles, los cuales ya estaban familiarizados con la tarea pues la aprendieron durante su estadio de crías y la mantuvieron hasta el estadio juvenil lo que les permitió desempeñarse mejor.

El tiempo que les tomó a las lagartijas en abandonar el sitio de aclimatación, así como el tiempo de forrajeo se comportaron de manera similar entre estadios. Sin embargo, se observaron diferencias significativas donde el tiempo en crías fue alto en las primeras pruebas y disminuyó a lo largo de las pruebas, mientras en juveniles el tiempo que tardaron fue menor al de las crías en las primeras pruebas y aumentó conforme avanzaron las pruebas. Como ya se mencionó, es posible que este efecto se deba a la experiencia previa en la arena, pues las crías inexpertas tardaron más tiempo en arriesgarse a explorar la arena y por lo tanto tardaron más en alimentarse, mientras que los juveniles usaron la información obtenida durante el estadio de cría, y al reconocer la arena como un lugar seguro donde no existen depredadores, se movieron del sitio de alimentación más rápido que las crías en las primeras pruebas, aunque este tiempo aumentó con el avance de las pruebas.

Aunque se ha argumentado que las primeras experiencias que un individuo tiene en el ambiente en el que se desarrolla, pueden influir en la expresión de síndromes conductuales en los individuos y las respuestas conductuales que presentan a lo largo de su vida (Roth y Krochmal, 2015; Sih y Del Giudice, 2012), en este caso no es posible que esa experiencia con el ambiente tenga un efecto en las conductas observadas, pues los individuos fueron capturados en el estadio de crías por lo que su experiencia fuera del laboratorio fue de pocos días y en cautiverio todos los individuos se mantuvieron en condiciones constantes y controladas, sin contacto con la arena experimental entre pruebas y sin contacto con otros individuos. Por esto no se considera posible que los cambios o presiones ambientales tengan un efecto en los resultados observados en los individuos juveniles; sin embargo, el tiempo que pasaron en la arena para completar el criterio de aprendizaje durante el estadio de cría pudo influir en como los juveniles percibieron la arena, los riesgos y los recursos que podían obtener en esta, así como en el tiempo que les tomó completar el criterio de aprendizaje.

En cuanto al tiempo que le tomó a los individuos abandonar el sitio de aclimatación, donde las crías tardaron más que los juveniles, contrastan con los datos obtenidos en otro trabajo realizado en la especie, donde crías y juveniles mantenidos en cautiverio tardan el mismo tiempo en iniciar la exploración (Heredia-Morales, 2016). Es posible que el diseño del terrario esté relacionado con esto, pues el utilizado por Heredia-Morales (2016) es circular, más grande y ofrecía diferentes refugios para los individuos, mientras que el utilizado en el presente estudio al ser rectangular, no ser continuo debido a que presenta esquinas, tener barreras y no ofrecer ningún refugio, pudo resultar como un ambiente nuevo, potencialmente más peligroso para las crías en el que tardaron más tiempo en iniciar la exploración. Por otro lado, los juveniles al estar familiarizados previamente

con este ambiente fueron más rápidos en abandonar el sitio de aclimatación.

Respecto al tiempo que les tomó alimentarse se ha observado que la latencia en encontrar o realizar un objetivo generalmente disminuye conforme el número de pruebas aumenta. En algunos casos, dependiendo del diseño experimental, este tiempo disminuye desde el periodo de entrenamiento, por lo que los individuos son más rápidos para encontrar los objetivos durante los experimentos (Day *et al.*, 2001; Firth *et al.*, 2003; Ladage *et al.*, 2012; Amiel *et al.*, 2014). Los resultados observados en este trabajo son consistentes con esto, ya que con el avance de las pruebas el tiempo en completar el objetivo disminuyó y coincide con lo observado por Paulissen (2008), los individuos juveniles en este trabajo iniciaron las pruebas con tiempos menores a las crías inexpertas, pero no mostraron una mejora en su desempeño conforme las pruebas avanzaron.

El tiempo invertido en las primeras dos zonas del terrario se comportó de forma similar a las variables anteriores; sin embargo, no se observaron diferencias significativas entre los estadios. A pesar de esto, se observó una clara tendencia decreciente en el tiempo que invirtieron las crías en las primeras zonas del terrario, comportándose de manera similar al tiempo que les tomó abandonar el sitio de aclimatación, el cual se encuentra ubicado en la primer zona (figura 4). Siendo consistente con lo observado en otros estudios en la especie, donde no hay diferencias ontogenéticas en el tiempo de actividad (Carmen-Cristóbal, 2014; Heredia-Morales, 2016).

Otros factores que pueden influir en los resultados observados en este estudio están relacionados con aspectos de incubación de los huevos, como lo son la temperatura de incubación y el oxígeno disponible (Amiel *et al.*, 2014; Amiel y Shine, 2012; Clark *et al.*, 2014; Dayananda y Webb, 2017; Sun *et*

et al., 2014). En un scincido de clima templado – tropical, las altas temperaturas benefician la capacidad de aprendizaje, mientras que en una especie de gecko de clima cálido son las temperaturas bajas las que lo benefician (Amiel *et al.*, 2014; Amiel y Shine, 2012; Clark *et al.*, 2014; Dayananda y Webb, 2017). Debido a que la especie de estudio pertenece a un clima subtropical, es probable que la temperatura de incubación influya de la misma manera que en los scincidos; sin embargo, al igual que la concentración de oxígeno, es imposible determinar el efecto de estas variables en este estudio pues se realizó la colecta de individuos eclosionados, no de huevos para su incubación.

En *A. costatus costatus* se ha observado que los síndromes conductuales son consistentes a lo largo de su ontogenia incluso en diferentes contextos, además de una variación en su conducta y desempeño dependiendo del tiempo de eclosión, donde los individuos que eclosionaron de manera temprana en la época de eclosión son más rígidos en sus respuestas que aquellos eclosionados tardíamente. Además, se ha observado un mayor número de individuos reactivos en la población, los cuales suelen ser más receptivos al ambiente (Heredia-Morales, 2016; Rangel-Patiño, 2014). Aunque estos síndromes conductuales pueden afectar el aprendizaje, es importante considerar la tarea que realizan los individuos y el contexto, ya que los resultados reportados a la fecha son variados (Carazo *et al.*, 2014; Chung *et al.*, 2017; Sih y Del Giudice, 2012). Aunque en este trabajo no se midieron específicamente aspectos de personalidad, es posible que la mayor parte de la muestra correspondiera a individuos reactivos, pues se ha observado una tendencia hacia esta personalidad en trabajos anteriores (Rangel-Patiño, 2014). Esto pudo influir en el número de individuos que aprendieron y mantuvieron esta información hacia el estadio juvenil, pues los individuos reactivos tienden a ser mejores para las tareas

que no involucran mucho movimiento y a retener la información mejor que los individuos proactivos.

Como ya se mencionó, los individuos juveniles de *A. costatus costatus* retuvieron información acerca de la arena experimental y el alimento, pues los individuos juveniles no tuvieron problema en explorar y alimentarse de los grillos, pero parece que la asociación formada entre los landmarks y el alimento, no se mantuvo entre ambos estadios, ya que no se observó una diferencia en el número de errores cometidos antes de alimentarse entre crías y juveniles de *A. costatus costatus*. No obstante, si se observó una disminución en estos conforme avanzaban los días de experimentación en ambos estadios ontogenéticos, lo cual indica que en cada etapa se mantuvo cierta información para tomar la decisión correcta sobre el sitio de alimentación. Similar a lo que se ha reportado en otros trabajos, donde la probabilidad de elegir de manera correcta aumenta con el número de intentos realizados por los individuos, además la rapidez con la que el número de errores decrece en cada individuo puede estar relacionado con factores de incubación (Amiel y Shine, 2012; Sun *et al.*, 2014; Szabo *et al.*, 2018), debido a que no se tiene información sobre estos factores no es posible saber si influyeron en el desempeño de los individuos.

Es posible que la asociación entre los landmarks y el alimento no haya adquirido suficiente importancia en los individuos de *A. costatus costatus*, por lo tanto, no se observaran diferencias entre estadios en el número de días que le tomo a los individuos completar el criterio de aprendizaje ni en el número de errores cometidos antes de alimentarse. En la especie *Cnemidophorus murinus* (Teiidae) se observó que solo cuando el costo energético es mayor los individuos utilizan la información adquirida para tareas de discriminación (Schall, 2000). Debido a que en este trabajo el costo de visitar ambos sitios no era alto, es posible que no tuvieran

necesidad de hacer uso de esta información durante el estadio juvenil como se esperaba, pues no les proporcionó un beneficio realizar dicha asociación. Por otra parte, es posible que los landmarks elegidos no hayan sido adecuados para la especie, pues en *Cnemidophorus inornatus*, los individuos aprenden mejor por lateralidad que mediante pistas visuales (Day *et al.*, 2003). Por su parte, el uso de colores como señales ha sido cuestionado por Kang y colaboradores (2018) ya que sugieren que pueden no ser lo confiables en ambientes urbanizados y no ser suficientes para ser usados de manera adecuada por los animales de estudio. Por lo anterior, es posible que en *A. costatus costatus* sea más importante llevar a cabo un aprendizaje por lateralidad debido a que pertenecen a la misma familia que *Cnemidophorus* (Teiidae).

Se sabe que la memoria a largo plazo puede tener un valor adaptativo pues permite a los individuos retener información crucial para la supervivencia, como lo son la localización y apariencia de recursos importantes (Soldati *et al.*, 2017). Por lo que diferentes estudios se han enfocado en observar su existencia en reptiles y se ha evaluado su efecto en la supervivencia de otros grupos. En tortugas se ha medido su capacidad de relacionar diferentes estímulos con valores de recompensa y la habilidad de retener esa información por 18 meses (Soldati *et al.*, 2017). En geckos se observó que las crías con mejor desempeño en tareas de aprendizaje espacial tienen mayor supervivencia (Dayananda y Webb, 2017). En ratones (*Rhabdomys pumilio*), hembras con reacciones más rápidas ante depredadores y poca capacidad de memoria a corto plazo tuvieron un mayor índice de supervivencia, sugiriendo un intercambio entre su atención al entorno y rápida reacción a costo de su memoria de corto plazo como estrategia para aumentar la supervivencia. Mientras que en machos, aquellos con mejor memoria espacial fueron los que sobrevivieron más, sin tener una relación entre la supervivencia y tiempo de reacción,

probablemente usando una estrategia diferente basada en recordar la configuración del ambiente (Maille y Schradin, 2016).

En el caso de *A. costatus costatus* no se ha observado una diferencia en la velocidad de arranque entre estadios ontogenéticos en individuos en campo (Heredia-Morales, 2016). Es posible que las capacidades cognitivas como las observadas en este trabajo les ayuden a aumentar su supervivencia y por ello no se observen diferencias en su velocidad de arranque ante estímulos aversivos como los utilizados por Heredia-Morales (2016), pues usarían una estrategia similar a los ratones machos de Maille y Schradin (2016) recordando la configuración del ambiente.


Para la retención del aprendizaje, Davis y Burghardt (2007) observaron una tasa media de éxito del 77-81% en tortugas, después de 7.5 meses de enseñarles a realizar una tarea. En este trabajo la tasa media de éxito individual más baja fue de 45% para una cría y la más alta de 100% para un juvenil. No se observaron diferencias significativas en la media de estas tasas (69.50% crías y 72.92% juveniles) ni en la tasa de éxito de cada individuo en sus dos estadios; por lo que la tasa media de éxito observada en este estudio fue menor a la reportada por Davis y Burghardt (2007). Es posible que factores como los ya mencionados (incubación, señales no adecuadas, personalidad, valor asociado a la información) tuvieran un efecto en la tasa media de éxito observada. Por otra parte, David y Burghardt (2007) realizaron el doble de pruebas a las realizadas en este trabajo, por lo que, al aumentar el número de pruebas, la tasa media de éxito para la especie de estudio podría aumentar.


Las habilidades cognitivas en los animales generalmente son asociadas al tamaño relativo del cerebro, sin embargo, existen ciertas problemáticas ante este supuesto. En el caso de los reptiles varía


ampliamente entre las familias, mostrando tamaños similares entre algunas lagartijas, aves y mamíferos, lo que indicaría una habilidad cognitiva similar para estos y excluiría a ciertos grupos como las serpientes que tienen un tamaño relativo de cerebro pequeño. Sin embargo, se ha observado que ante las condiciones adecuadas los reptiles son capaces de mostrar una gran variedad de habilidades cognitivas (Matsubara *et al.*, 2017; Northcutt, 2013).


Aunque se conoce poco sobre el proceso mediante el cual se lleva a cabo el aprendizaje en los reptiles, se sabe que la corteza medial es la estructura homóloga al hipocampo en mamíferos y aves y se encarga del aprendizaje (Matsubara *et al.*, 2017; Wilkinson y Huber, 2012). Prueba de esto, son los trabajos realizados por Day *et al.* (2001); Holding *et al.* (2012), López *et al.* (2003a), y López *et al.* (2003b), donde se causaron lesiones en la corteza medial de diferentes grupos de reptiles (tortugas, lagartijas y serpientes de cascabel) y se observó que los individuos con lesiones en esta área tardaron más tiempo en encontrar los objetivos que aquellos organismos del grupo control. Lo anterior, demuestra la importancia de la corteza medial en el aprendizaje espacial, aunque aún no se conoce con certeza como se llevan a cabo los procesos de aprendizaje. El estudio de estos procesos en reptiles puede llevar a su mejor entendimiento en los amniotas y ayudar a esclarecer la evolución de los procesos cognitivos en los diferentes grupos. Por otro lado, tales estudios representan un modelo que permite evaluar el efecto de diferentes factores ambientales durante el desarrollo en las habilidades cognitivas.


10. CONCLUSIONES


 A pesar de que no se observó una diferencia significativa entre crías y juveniles para el número de errores cometidos antes de alimentarse y el número de días que le tomó a los individuos cumplir con el criterio de aprendizaje, se observaron diferencias y una disminución en el tiempo que les tomó completar la tarea, el cual es considerado un indicador de aprendizaje. Además, el porcentaje de individuos que logró completar el criterio de aprendizaje fue mayor al 50% en ambos estadios.

 La experiencia en la arena durante el estadio de cría benefició el desempeño de los juveniles, pues la información adquirida previamente sirvió para la exploración y la rápida alimentación de los individuos.

 No se observaron diferencias significativas entre los estadios en cuanto a su capacidad de aprendizaje, es posible que existan, pero debido al tamaño de muestra no fue posible observarlos.

 La tasa media de éxito entre crías y juveniles de *A. costatus costatus* no difirió.

 El número de errores cometidos antes de alimentarse y el tiempo que les toma llevar a cabo la tarea disminuye conforme las pruebas avanzan, indicando una asociación entre los landmarks y el alimento, pero que no se mantiene hacia el estadio juvenil.

 Los individuos no mostraron retener la información sobre los landmarks de un estadio a otro, sin embargo, si mantuvieron información

acerca de la arena de experimentación, ya que los individuos juveniles iniciaron la exploración más rápido que las crías, lo que les permitió alimentarse de una manera más rápida y eficiente.

11. PERSPECTIVAS FUTURAS

Es importante dilucidar cual es el landmark más apropiado para utilizar en la especie, así como explorar si un tipo de aprendizaje (asociativo o espacial) es más apropiado para la misma, esto con la finalidad de utilizarlo en pruebas para evaluar memoria.

Futuros trabajos podrían tener como objetivo observar si el aprendizaje asociativo se forma más rápido en situaciones donde también se relacione el costo energético. Es decir, contextos donde la asociación les ayude a disminuir estos costos. De igual forma, se podría evaluar si son capaces de formar asociaciones con un valor de recompensa y elegir las de mayor valor, pues se sabe que el aprendizaje tiene un papel importante en la selección de dieta óptima en los individuos (Kamil, 1985). En este caso, debido a que en *A. costatus costatus* los ortópteros son consistentes en su alimentación durante todo su desarrollo (Muñoz-Manzano, 2010), es posible que el aprendizaje tenga un rol importante en la inclusión de estos en la dieta. Aunque también debe considerarse que esto puede ser debido a la disponibilidad de alimento en campo.

Además, es importante observar cuanto dependen los individuos de sus sentidos, pues al tener lengua bífida son capaces de detectar moléculas volátiles mediante el movimiento de la lengua y el sistema vomeronasal (Vitt *et al.*, 2003), por lo que saber si dependen más de la quimio recepción o el aprendizaje y memoria puede ayudar a conocer cuál de los dos mecanismos es más importante.

Por último, la especie puede servir como modelo para ayudar a esclarecer el rol de la corteza medial en el aprendizaje en reptiles, pues ha demostrado desempeñarse bien en las tareas de aprendizaje.

12. BIBLIOGRAFÍA

- Aguilar, M., Rodríguez, F. de J., Aragón, A., Muñoz, J. A., Granados, G., y Hernández, O. (2010). Dimorfismo sexual de *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae) en el sur del Estado de México, México. *Revista Chilena de Historia Natural*, *83*, 585-592.
- Amiel, J. J., Lindström, T., y Shine, R. (2014). Egg incubation effects generate positive correlations between size, speed and learning ability in young lizards. *Animal Cognition*, *17*(2), 337-347. <https://doi.org/10.1007/s10071-013-0665-4>
- Amiel, J. J., y Shine, R. (2012). Hotter nests produce smarter young lizards. *Biology Letters*, *8*(3), 372-374. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.1161>
- Benes, E. S. (1969). Behavioral Evidence for Color Discrimination by the Whiptail Lizard, *Cnemidophorus tigris*. *Copeia*, *1969*(4), 707-722. <https://doi.org/10.2307/1441798>
- Carazo, P., Noble, D. W. A., Chandrasoma, D., y Whiting, M. J. (2014). Sex and boldness explain individual differences in spatial learning in a lizard. *Proceedings of the Royal Society B*.
- Carmen-Cristóbal, J. M. (2014). *Dominancia social y su relación con la coloración en Aspidoscelis costata costata*. [Tesis de Maestría]. Universidad Autónoma del Estado de México.
- Chung, M., Goulet, C. T., Michelangeli, M., Melki-Wegner, B., Wong, B. B. M., y Chapple, D. G. (2017). Does personality influence learning? A case study in an invasive lizard. *Oecologia*, *185*(4), 641-651. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-3975-4>
- Clark, B. F., Amiel, J. J., Shine, R., Noble, D. W. A., y Whiting, M. J. (2014). Colour discrimination and associative learning in hatchling lizards incubated at 'hot' and 'cold' temperatures. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *68*(2), 239-247. <https://doi.org/10.1007/s00265-013-1639-x>
- Colmenares, F., y Gómez, J. C. (2010a). El desarrollo del comportamiento: aspectos funcionales y evolutivos. In Juan Carranza (Ed.), *Etología. Introducción a la ciencia del comportamiento* (3ra ed., pp. 119-135). España: Universidad de Extremadura.
- Colmenares, F., y Gómez, J. C. (2010b). La ontogenia del comportamiento y sus mecanismos. In J. Carranza (Ed.), *Etología. Introducción a la ciencia del comportamiento* (3ra ed., pp. 93-117). España: Universidad de Extremadura.
- CONAGUA. (2010). Información climatológica por Estado. Recuperado 3 de septiembre, 2019, de <https://smn.conagua.gob.mx/es/informacion-climatologica-por-estado?estado=mex>
- Croghan, E. (2005). *An introduction to behaviour* (5ta ed., Vol. 19). Reino Unido: Cambridge University Press.

- Davis, K. M., y Burghardt, G. M. (2007). Training and long-term memory of a novel food acquisition task in a turtle (*Pseudemys nelsoni*). *Behavioural Processes*, 75, 225–230. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2007.02.021>
- Day, B. L., Crews, D., y Wilczynski, W. (2001). Effects of medial and dorsal cortex lesions on spatial memory in lizards. *Behavioural Brain Research*, 118(1), 27–42. [https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(00\)00308-9](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(00)00308-9)
- Day, L. B., Ismail, N., y Wilczynski, W. (2003). Use of Position and Feature Cues in Discrimination Learning by the Whiptail Lizard (*Cnemidophorus inornatus*). *Journal of Comparative Psychology*, 117(4), 440–448. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.117.4.440>
- Dayananda, B., y Webb, J. K. (2017). Incubation under climate warming affects learning ability and survival in hatchling lizards. *Biology Letters*, 13(3). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2017.0002>
- Duellman, W. E., y Zweifel, R. G. (1962). A synopsis of the lizards of the sexlineatus group (genus *Cnemidophorus*). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 123, 155–210.
- Firth, I., Turner, M., Robinson, M., y Meek, R. (2003). Response of monitor lizards (*Varanus* spp.) to a repeated food source; evidence for association learning? *Herpetological Bulletin*, (84), 1–4.
- Floresco, S. B. (2014). Spatial Learning in Animals. *Encyclopedia of Psychopharmacology*, 1–5. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-27772-6>
- Güizado-Rodríguez, M. A., Ballesteros-Barrera, C., Casas-Andreu, G., Barradas-Miranda, V. L., Téllez-Valdés, O., y Salgado-Ugarte, I. H. (2012). The Impact of Global Warming on the Range Distribution of Different Climatic Groups of *Aspidoscelis costata costata*. *Zoological Science*, 29(12), 834–843. <https://doi.org/10.2108/zsj.29.834>
- Güizado-Rodríguez, M. A., y Casas-Andreu, G. (2013). Lagartijas cola de látigo. *Ciencia*, 46–51.
- Heredia-Morales, R. A. (2016). *Consistencia de la personalidad en Aspidoscelis costata costata (Squamata: Teiidae)*. [Tesis de Maestría]. Universidad Autónoma del Estado de México.
- Hernández-Gallegos, O., y Domínguez-Vega, H. (2012). Cambio estacional en la coloración dorsal de la lagartija *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae). *Revista de Biología Tropical*, 60(1), 405–412.
- Hernández-Hernández, L. E. (2010). *Ciclo reproductor de Aspidoscelis costata costata (Squamata: Teiidae) en Tonatico, Estado de México*. Universidad Autónoma del Estado de México.
- Holding, M. L., Frazier, J. A., Taylor, E. N., y Strand, C. R. (2012). Experimentally altered navigational demands induce changes in the cortical forebrain of free-ranging

- northern pacific rattlesnakes (*Crotalus o. oreganus*). *Brain, Behavior and Evolution*, 79(3), 144–154. <https://doi.org/10.1159/000335034>
- INEGI. (2009). Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos, Tonatico, México. Recuperado de Instituto Nacional de Estadística y Geografía website: <http://www3.inegi.org.mx>
- Kamil, A. (1985). The Ecology of Foraging Behavior: Implications for Animal Learning and Memory. *Annual Review of Psychology*, 36(1), 141–169. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.36.1.141>
- Kang, F., Goulet, C. T., y Chapple, D. G. (2018). The impact of urbanization on learning ability in an invasive lizard. *Biological Journal of the Linnean Society*, 123(1), 55–62. <https://doi.org/10.1093/biolinlean/blx131>
- Kis, A., Huber, L., y Wilkinson, A. (2015). Social learning by imitation in a reptile (*Pogona vitticeps*). *Animal Cognition*, 18, 325–331. <https://doi.org/10.1007/s10071-014-0803-7>
- Ladage, L. D., Roth, T. C., y Cerjanic, A. M. (2012). Spatial memory : are lizards really deficient? *Biology Letters*, 8(June), 939–941.
- López, J. C., Gómez, Y., Vargas, J. P., y Salas, C. (2003). Spatial reversal learning deficit after medial cortex lesion in turtles. *Neuroscience Letters*, 347(3), 197–200. [https://doi.org/10.1016/S0304-3940\(03\)00186-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3940(03)00186-1)
- López, J. C., Vargas, J. P., Gómez, Y., y Salas, C. (2003). Spatial and non-spatial learning in turtles: The role of medial cortex. *Behavioural Brain Research*, 143(2), 109–120. [https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(03\)00030-5](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(03)00030-5)
- Maille, A., y Schradin, C. (2016). Survival is linked with reaction time and spatial memory in African striped mice. *Biology Letters*, 12(8). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0346>
- Matsubara, S., Deeming, D. C., y Wilkinson, A. (2017). Cold-blooded cognition: new directions in reptile cognition. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 16, 126–130. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2017.06.006>
- Muñoz-Manzano, J. A. (2010). *Dieta de Aspidoscelis costata (Squamata: Teiidae) en el sur del estado de México*. [Tesis de licenciatura]. Universidad Autónoma del Estado de México.
- Noble, D. W. A., Byrne, R. W., y Whiting, M. J. (2014). Age-dependent social learning in a lizard. *Biology Letters*, 10(7). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.0430>
- Noble, D. W. A., Carazo, P., y Whiting, M. J. (2012). Learning outdoors: Male lizards show flexible spatial learning under semi-natural conditions. *Biology Letters*, 8(6), 946–948. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0813>
- Northcutt, R. G. (2013). Variation in reptilian brains and cognition. *Brain, Behavior and Evolution*, 82(1), 45–54. <https://doi.org/10.1159/000351996>
- Ocampo, L. P. L. (2008). ¿ Es lo mismo el aprendizaje y la memoria ? Hacia una amplia

- conceptualización. *Revista de La Facultad de Psicología Universidad Cooperativa de Colombia*, 4(6-7), 88-92.
- Paulissen, M. A. (2008). Spatial learning in the little brown skink, *Scincella lateralis*: the importance of experience. *Animal Behaviour*, 76, 135-141. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.12.017>
- Pérez-Almazán, C. (2007). *Algunas características de historia de vida y su relación con la altitud en *Aspidoscelis costata costata**. [Tesis de Licenciatura]. Universidad Autónoma del Estado de México.
- Rangel-Patiño, C. A. (2014). *Evaluación del perfil conductual en respuesta a cambios ambientales y su relación con la inmunidad innata en *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae)*. [Tesis de Maestría]. Universidad Autónoma del Estado de México.
- Reeder, T. W., Cole, C. J., y Dessauer, H. C. (2003). Phylogenetic Relationships of Whiptail Lizards of the Genus *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae): A Test of Monophyly, Reevaluation of Karyotypic Evolution, and Review of Hybrid Origins. *American Museum Novitates*, 3365(3365), 1-61. [https://doi.org/10.1206/0003-0082\(2002\)365<0001:prowlo>2.0.co;2](https://doi.org/10.1206/0003-0082(2002)365<0001:prowlo>2.0.co;2)
- Rodríguez-Romero, F., Hernández-Gallegos, O., y López-González, L. (2003). *Aspidoscelis costata costata*. geographic distribution. *Herpetological Review*, 34(4), 383.
- Roth, T. C., y Krochmal, A. R. (2015). The role of age-specific learning and experience for turtles navigating a changing landscape. *Current Biology*, 25(3), 333-337. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.11.048>
- Rubio-Blanco, T. (2007). *Sobrevivencia, crecimiento y termorregulación de *Aspidoscelis costata* en Tonatico, Estado de México*. [Tesis de Licenciatura]. Universidad Autónoma del Estado de México.
- Rubio-Blanco, T. (2011). *Termorregulación y actividad de *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae)*. [Tesis de Maestría]. Universidad Autónoma del Estado de México.
- Schall, J. (2000). Learning in Free-Ranging Populations of the Whiptail Lizard *Cnemidophorus murinus*. *Herpetologica*, 56(1), 38-45.
- Shanbhag, B. A., Ammann, V. H. F., y Saidapur, S. K. (2010). Associative learning in hatchlings of the lizard *Calotes versicolor*: Taste and colour discrimination. *Amphibia Reptilia*, 31(4), 475-481. <https://doi.org/10.1163/017353710X518432>
- Sih, A., y Del Giudice, M. (2012). Linking behavioural syndromes and cognition: A behavioural ecology perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1603), 2762-2772. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0216>
- Sinervo, B., Méndez-de-la-Cruz, F., Miles, D. B., Heulin, B., Bastiaans, E., Cruz, M. V. S., ... Sites, J. W. (2010). Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches.

- Science*, 328(5980), 894–899. <https://doi.org/10.1126/science.1184695>
- Soldati, F., Burman, O. H., John, E. A., Pike, T. W., y Wilkinson, A. (2017). Long-term memory of relative reward values. *Biology Letters*, 13(2), 20160853. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0853>
- Sun, B. J., Wang, T. T., Pike, D. A., Liang, L., y Du, W. G. (2014). Embryonic oxygen enhances learning ability in hatchling lizards. *Frontiers in Zoology*, 11(1). <https://doi.org/10.1186/1742-9994-11-21>
- Szabo, B., Noble, D. W. A., Byrne, R. W., Tait, D. S., y Whiting, M. J. (2018). Subproblem learning and reversal of a multidimensional visual cue in a lizard: evidence for behavioural flexibility? *Animal Behaviour*, 144, 17–26. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.07.018>
- Vitt, L. J., Pianka, E. R., Cooper, W. E., y Schwenk, K. (2003). History and the global ecology of squamate reptiles. *American Naturalist*, 162(1), 44–60. <https://doi.org/10.1086/375172>
- Vitt, L., y Pianka, E. (2004). Historical patterns in lizard ecology: what teiids can tell us about lacertids. *The Biology of Lacertid Lizards. Evolutionary and Ecological Perspectives*, 139–157. Recuperado de <http://www.zo.utexas.edu/courses/thoc/vitterp-teiids.pdf>
- Wilkinson, A., y Huber, L. (2012). Cold-Blooded Cognition: Reptilian Cognitive Abilities. *The Oxford Handbook of Comparative Evolutionary Psychology*, (January). <https://doi.org/10.1093/oxfordhb/9780199738182.013.0008>
- Wilkinson, A., Kuenstner, K., Mueller, J., y Huber, L. (2010). Social learning in a non- social reptile (*Geochelone carbonaria*). *Biology Letters*, 6(March), 614–616.